植物分类学报
第20卷 第2期 ACTA PHYTOTAXONOMICA SINICA 1982年5月

西藏菊科植物*

石铸 陈艺林
(中国科学院植物研究所)

前言

西藏高原地势复杂，地貌类型多样，特别是气候因素和水热条件及其不同组合，导致在广阔的西藏高原上发育着形形色色的山地森林、各式各样的草甸和草原及荒漠类型，而且也使该地区的植物区系组成具有一定程度的复杂性。本文主要以属种统计为基础来阐明西藏菊科区系组成上的特点及地理分布的某些特征；在西藏与其毗邻地区菊科组成对比的基础上，说明它们之间在菊科区系组成上的某些规律性联系；并对西藏地区菊科植物的高山适应性及物种形成的主要方式进行简要的讨论。

一、西藏菊科植物区系是中国菊科植物区系的一个缩影

从全世界或全中国范围来说，菊科是被子植物中的一个大科，这在西藏也是如此。现在已知西藏地区的菊科植物（不包括变种），共计508种，分属88属。如果按全国菊科2290种，220属(表1)计算，西藏菊科的种数占全国菊科种数的1/4弱，属数则为全国的1/3弱。西藏全部菊科植物分别隶属12个族，也就是说，西藏拥有我国菊科植物所有的族。其中，金盏花族（Calenduleae）和堆心菊族（Heleniae）在西藏在全国都是引入的栽培性小族。

如表1所列，菊科植物在全国为大族者，在西藏亦为大族；在全国为小族者，在西藏亦为小族。在这种意义上，可以认为西藏菊科植物区系是中国菊科植物区系的缩影。

就西藏菊科各属而论，30种以上的大属有5个，即 Artemisia (57种)、Aster (31)种、Saussurea (83种)、Senecio (30种)、Cremanthodium (41种)。

Cremanthodium 基本上是横断山脉区分布的属，在滇西北及四川西部大约集中了这个属的1/2以上的种数。在西藏主要集中分布于东南部、雅鲁藏布江河谷两侧及喜马拉雅东段。生高山草甸或流石滩上，海拔在3,100—5,300米。少数种见于中山灌丛中。藏东与藏东南的种大部与滇西北及川西的种为同种或近缘。只有少数种几遍全藏。本属在西藏有10个特有种。

Senecio 在西藏的分布与 Cremanthodium 相同，但几无遍及全藏分布的种。藏东和藏东南的种大部与滇西北及川西或青海的种为同种或近缘。喜马拉雅山地的种，不但见于我国西藏，也见于与其毗邻的印度北部及尼泊尔和锡金。西藏有8个特有种。该属绝大多数种类主要生于低山或中山阔叶林下、亚高山针叶林或灌丛或草甸中。

* 本文承秦仁昌教授热心指导，作者深表感谢。

表 1 西藏与全国菊科各族属种数量统计

族 \ 项目 \ 地区	属数		种数	
	西藏	全国	西藏	全国
Vernonieae	1	5	3	33
Eupatorieae	3	4	3	20
Astereae	11	29	67	214
Inuleae	12	25	65	219
Heliantheae	11	24	14	51
Helenieae*	1	2	1	4
Anthemideae	8	33	88	349
Senecioneae	10	14	101	450
Calenduleae*	1	1	1	1
Cynareae	12	40	108	497
Mutisieae	4	8	7	67
Lactuceae	14	35	50	385
总计	88	220	508	2290

* 为引种栽培。

Saussurea 是西藏菊科植物中最大的一个属，不仅在种类组成上，而且在特有种(25 个)数量上都是无与伦比的。该属几遍全藏分布，但在藏东和藏东南的种多与滇西北、川西及青海的种为同种或近缘，喜马拉雅山区的种往往具有全山区分布的性质，羌塘高原的种通常与我国新疆或苏联中亚地区的种为同种或近缘。 该属大约 60% 的种集中分布于藏东南与藏东地区。 大多数种类生长于海拔 3,600—5,400 米之间的高山草甸、草原、荒漠草原、荒漠或流石滩上。少数种见于中山带的阔叶林下、针阔混交林下或灌丛中。

Artemisia 在西藏在全国都是仅次于 Saussurea 的第二个大属。西藏地区有 13 个特有种。西藏的蒿属植物几遍全藏分布，由于能连续或成片生长而成为群落的重要组成成分，多种蒿子在自然植被、特别在荒漠植被中起着重要的建群作用。如 A. minor Jacquem. ex DC.、A. macrocephala Jacquem. ex Bess.、A. younghusbandii J. R. Drumm. ex Pamp.。

Aster 在西藏东部和东南部大约可出现本属种数的 60% 以上。 这个地区，大部分种类与滇西北及川西和青海的种为同种或近缘，少部分种与中南半岛的种为同种。 有些与川滇地区的共有种可以扩大分布到西喜马拉雅的普兰地区。本属全部种类在西藏只局限分布于喜马拉雅山地、雅鲁藏布江河谷两侧和藏东南的横断山脉地区。 多生于高山或亚高山草甸、草原或灌丛中，少数种见于中山带的针阔混交林缘或林下。 在藏北高原几无 Aster 的分布。

西藏菊科中等大小的属有 6 个。它们是 Erigeron、Anaphalis、Leontopodium、Ajania、Ligularia 和 Taraxacum。

Anaphalis 是一个北温带的欧、亚、美分布的属，80% 的种集中分布于横断山脉地区。藏东及藏东南集中了该区香青属的绝大多数种，西藏的 70% 以上的种亦见于滇西北及川西。本区有 6 个特有种。

Leontopodium 属的植物在西藏多生于高山或亚高山草甸或草原上，有些种分布到贴近于雪线之下的岩石缝隙中或冰川冲积地上。该属的西藏各种集中分布于喜马拉雅山地、雅鲁藏布江河谷两侧及横断山脉地区北段的藏东南地区，有 1 特有种。

Ligularia 是一个高海拔分布的属，横断山脉地区集中了该属的绝大多数种类。西藏有 19 种，过半数的种集中分布本区东部和东南部。西藏有 7 个特有种。

西藏菊科植物 9 种以下的小属有 77 个，占西藏菊科总属数的 87%。对这些小属可划分为三类：

1. 特有属。只局限西藏本区分布的特有属 1 个（Ajaniopsis）；不但分布于西藏本区，也见于滇西北或川西或喜马拉雅全山区的区域性特有属有 8 个（Dolomiaea、Vladimiria、Syncalathium、Dubyaea、Cavea、Nannoglottis、Soroseris、Cremanthodium）。

2. 见于西藏本区也见于世界其他植物区的属有 51 个(如 Dichrocephala 等)。

3. 栽培植物，隶属 16 个属，大部分的属是 Heliantheae 族的。

以上分析说明了西藏菊科区系为全国菊科植物区系的缩影。不仅如此，西藏菊科种级分布密度与全国菊科种级分布密度有相当程度的一致性，西藏拥有全国菊科绝大多数的属级分布式样。

西藏菊科种级分布密度最大的地区是藏东和藏东南，察隅集中了全藏菊科植物的 1/5 (107 种)；其次为喜马拉雅山区和雅鲁藏布江河谷两侧，聂拉木和亚东分别有 94 种和 83 种。西藏西部或向西种类逐渐减少，噶尔 11 种，改则 26 种，班戈 24 种，措勤 10 种，革吉 16 种。菊科植物种级分布的不均衡性西藏与全国是一致的。就全国范围来说，菊科植物种级分布密度最大的地区就是横断山脉区及其毗邻地区，向北向西种类逐渐减少。

就西藏菊科植物分布区型而论，西藏地区既体现出全国菊科以温带分布区型为主的特点，也体现出全国菊科植物与热带或泛热带菊科植物的亲缘联系。在西藏，温带分布区型的属占全部西藏自然分布的属的 70%，热带或泛热带分布区型的属占全部西藏自然分布的属的 30%(表 2)。在西藏在全国，热带或泛热带分布区型的属通常都为小属，温带分布区型的属都为中等大小或大属。

表 2　西藏菊科各类分布区型统计*

分布区型	属数	分布区型	属数
世界广布	6	东亚北美分布	1
泛热带分布	7	北非地中海中亚分布	2
归世界热带分布	3	中南亚分布	1
热带非洲-亚洲分布	2	亚洲中部西南亚分布	2
热带亚洲分布	1	中亚喜马拉雅分布	2
热带东南亚分布	3	亚洲中部喜马拉雅中亚分布	1
欧亚美温带分布	11	川滇西藏喜马拉雅分布	8
归大陆温带分布	13	西藏喜马拉雅分布	1
东亚分布	7	西藏特有分布	1

* 本表不包括栽培或归化逸生植物各属。

二、西藏与其毗邻地区菊科植物组成比较

1. 川滇[1]与西藏菊科植物的共有属、共有种众多（表 3），说明它们之间在菊科植物区系组成上有紧密的亲缘联系。并且这种紧密的联系实际上是通过横断山脉本身菊科组成性质体现出来的，藏东、藏东南与川滇地区发展着横断山脉及其支系中一些独特发展的分类群，如 Aster、Senecio、Saussurea、Cremanthodium、Youngia 等。但川滇与西藏菊科组成上也有差别，主要在于：（1）像 Anisopappus、Blumeopsis、Emilia、Erechitites、Epaltes、Nouelia、Thespis、Ethulia、Centipeda 等这类分布于川滇或云南的热带或泛热带分布区型的属并不及于西藏本区；(2)有些分布于西藏地区的中亚或喜马拉雅分布式样的属也并不出现于川滇地区，如 Tragopogon、Cousinia、Dolomiaea、Brachyactis、Psychrogeton、Filago、Pentanema、Pulicaria、Waldheimia 等。

表 3 我国西藏与毗邻地区菊科共有属种统计

国名与地名	印 度	我 国		中南半岛	克什米尔地区	阿 富 汗
		川 滇	新 疆			
共有属	59	59	41	35	34	25
共有种	250	132	84	48	44	38

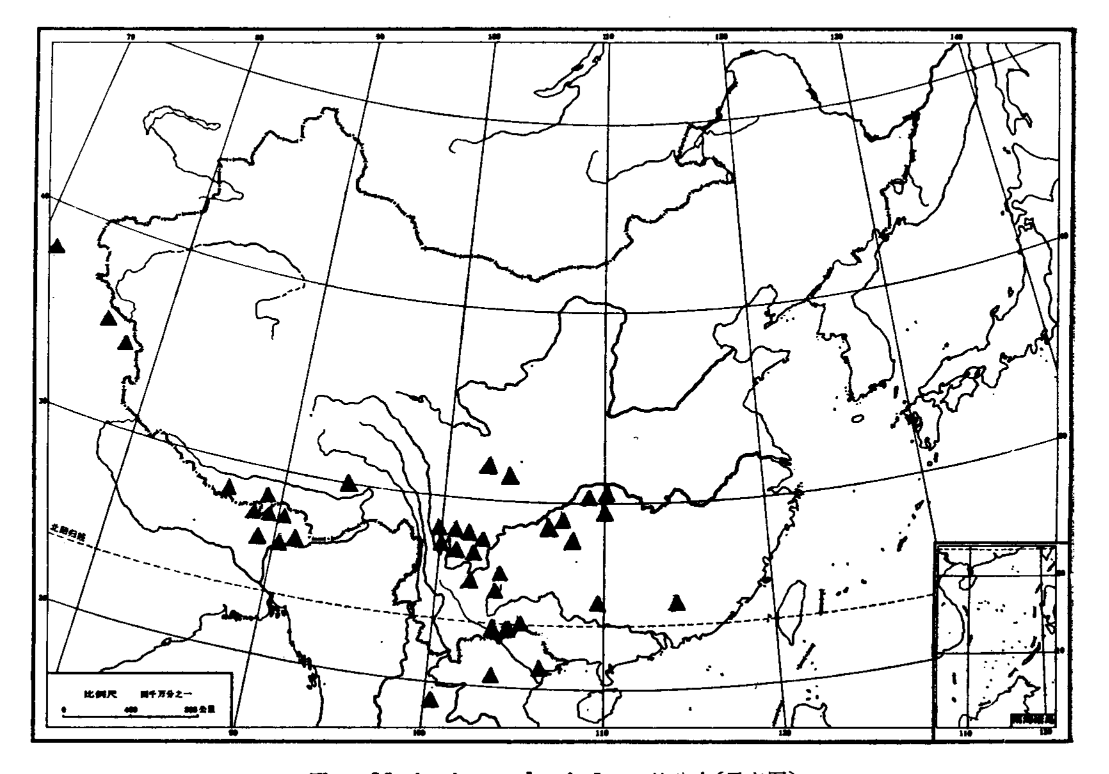


图 1 **Myriactis nepalensis** Less. 的分布(示意图)

1）表列和文中所提川滇地区实指滇西北与川西而言。

2. 我国西藏与印度在菊科组成上比西藏与川滇之间表现有更为紧密的区系联系（表3），这种联系在很大程度上取决于喜马拉雅山地植物区系组成性质。我国西藏与印度发展着喜马拉雅山地的某些特有属，如 Dolomiaea 全属 5 种，皆集中于我国西藏地区，印度及锡金 1 种，与我国西藏共有。分布在我国西藏喜马拉雅山区的一些菊科大属，所含种数比印度同属的要高，如在 Aster 属为 31:14，Cremanthodium 属 41:7，Artemisia 属 57:27，Saussurea 属 83:30。这些，在数量意义上都显示出我国西藏菊科植物区系对印度菊科组成上的影响和作用。Tricholepis 基本上是一个喜马拉雅分布区型的属，主要分布于喜马拉雅南坡，全属 12—15 种，印度集中了本属种类的大多数；我国西藏 1 种，与印度共有。这在数量意义上，又显示出印度菊科植物区系对我国西藏地区菊科组成上的影响和作用。但从总体来说，我国西藏对印度菊科植物区系上的影响比印度对我国西藏的菊科植物区系上的影响要大得多[1]。

喜马拉雅不仅使我国西藏和印度之间发育着大量的共有属、种和一些特有的分类群，而且在对植物东西方向的传播起着十分重要的桥梁作用[2]。如 Koelpinia（4—5 种，主要分布于西亚与中亚地区）的 K. linearis Pall. 由北非经西亚、中亚（包括我国新疆地区）、阿富汗、巴基斯坦、克什米尔地区、印度北部直到我国西藏西部的扎达地区；Myriactis nepalensis Less（图 1）和 Anaphalis margaritacea（L.）Benth. et Hook. f.（图 2）在我国西南、华南及中部地区有广泛的分布，在西藏见于樟木、亚东、波密，向西分布到印度北部、尼泊尔、克什米尔地区，也见于阿富汗。Anaphalis contorta（D. Don）Hook. f. 沿我国横断山脉向西沿喜马拉雅（南北两侧）、岗底斯山一直分布到克什米尔地区和阿富汗。

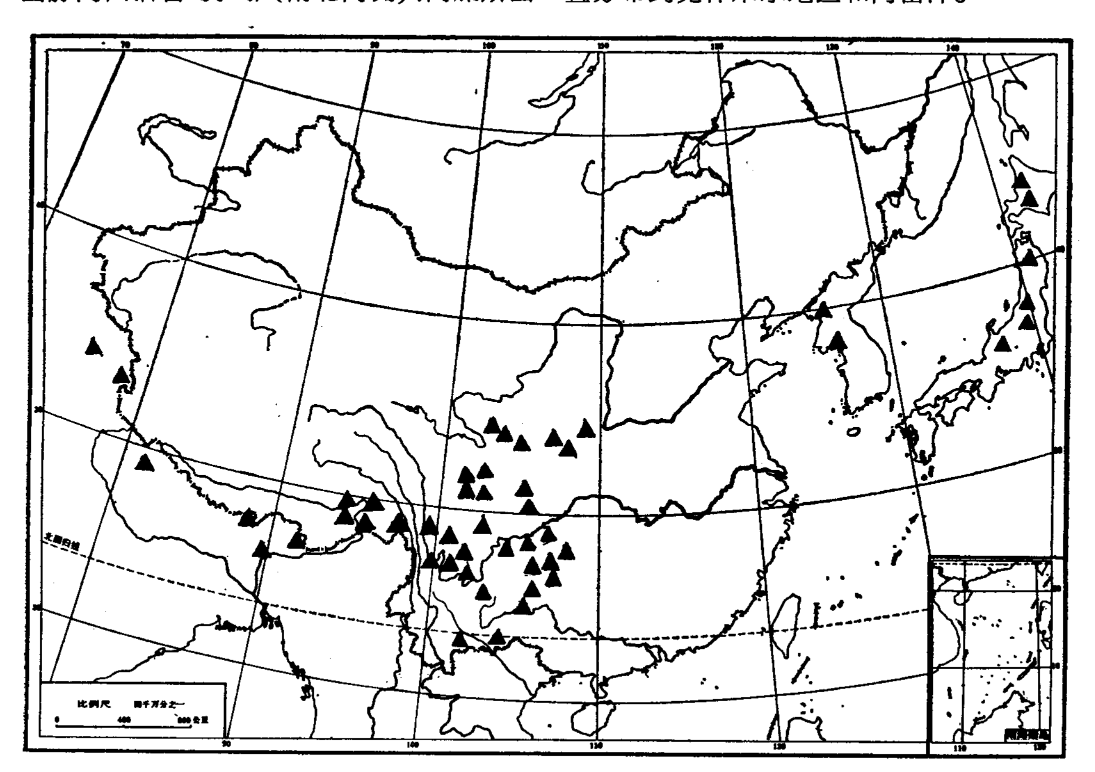


图 2　**Anaphalis margaritacea** (L.) Benth. et Hook. f. 的分布(示意图)

Leontopodium nanum (Hook. f. et Thoms.) Hand.-Mazz. 在我国分布于青海、甘肃、陕西、四川、西藏(芒康—索县—定日—聂拉木),向西分布到印度西北部、克什米尔地区以及我国新疆西南部。

3. 克什米尔地区在菊科植物区系组成上与我国西藏的关系，与印度和我国西藏的关系大体相似。我国西藏地区的一些菊科大属在克什米尔地区皆表现为小属性质，甚至比同属的印度种类还要少。例如，在 Cremanthodium 中，我国西藏和克什米尔的种数分别为41和3，在 Senecio 为30和8，Saussurea 为83和12，Artemisia 为57和11。而上列各属中我国西藏和克什米尔地区的共有种，大体上也是我国西藏和印度两地的共有种。因此，从数量意义上说，我国西藏和印度两地的共有种在一定程度丰富了克什米尔地区的菊科植物区系组成。自然，我国西藏和印度共有的一些热带或泛热带分布区型的属(如 Adenostemma、Eupatorium、Laggera、Siegesbeckia、Gynura、Crassostephium) 在克什米尔地区是见不到的。

4. 西藏与新疆之间的共有属种较少，这表明两地之间存在着一种微弱的区系联系。菊科植物众多的中亚北部、特别是新疆地区，菊科植物中的一些代表性的属并不见于西藏地区(如 Alfredia、Hyaleae 等)。同样，西藏，特别是喜马拉雅山地的菊科中的某些代表性的属也不见于新疆地区(如 Dolomiaea 等)。显然，通过新疆、西藏一些共有属种可以看出两地之间菊科组成上的微弱的亲缘联系。这种亲缘联系主要是通过两条路线来实现的：一条是喜马拉雅—帕米尔高原—中亚山地—天山，在这条迁移路线上传布的有 Waldheimia 属等，以相反方向传布的有 Brachyactis roylei (DC.) Wendelbo (图3:1)等；另一条是我国

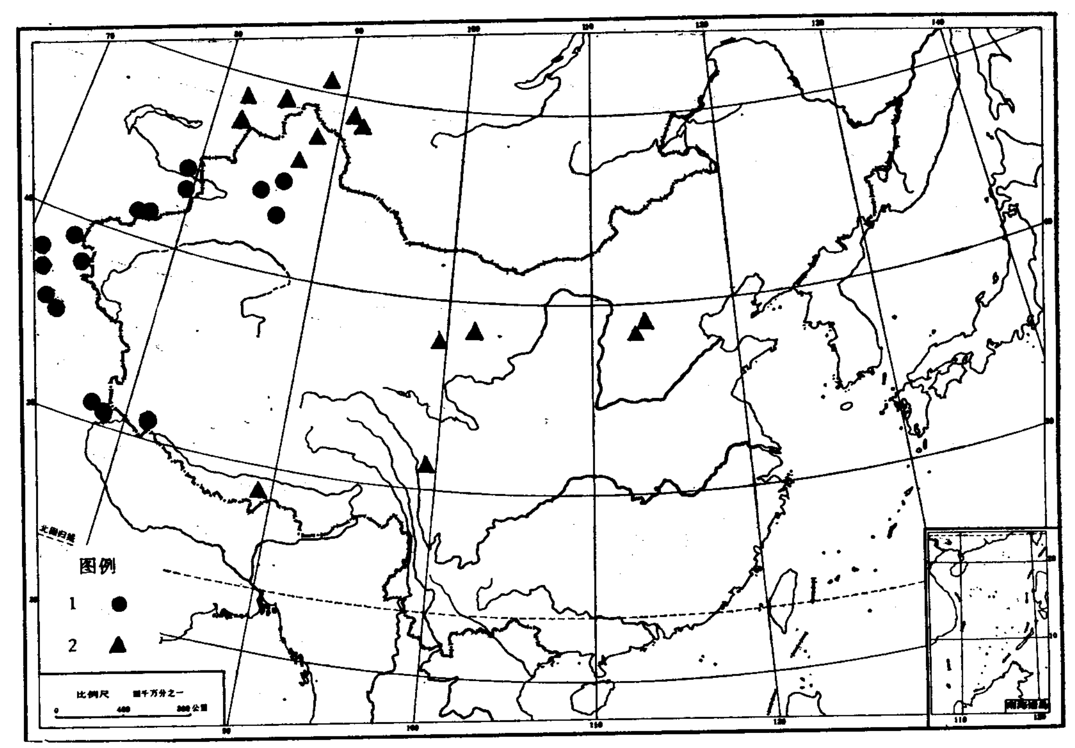


图3 1. **Brachyactis roylei** (DC.) Wendelbo 的分布；2. **Saussurea parviflora** (Poir.) DC. 的分布(示意图)

新疆(北部)—蒙古—我国内蒙古、甘肃、青海(或川西)、藏东以及喜马拉雅，在这条路线上从正反两个方向传布的有 Erigeron elongatus Ledeb、Artemisia leucophylla (Turcz. ex Bess.) Turcz. ex C. B. Clarke、Saussurea parviflora (Poir.) DC. 等(图 3:2)。无疑 Hippolytia 的U型分布式样[3]乃是属级水平的上述两条迁移路线的一种组合形式。

通过上述西藏与其毗邻地区菊科区系组成的比较可以看出，一般说来在菊科区系组成上我国西藏与我国川滇地区及印度有较紧密的联系，而与西亚及中亚北部的联系则不那么紧密。

但是上述对西藏与其毗邻地区菊科共有属种的分析对比并不意味着西藏在菊科区系组成上处于一种十字路口的地位上。恰恰相反，由于西藏的独特的生态地理条件，在这里发育着大量的菊科土著成分。在西藏全部(508 种)菊科植物中有 102 种是这个地区的特有种，占西藏菊科植物种数的 1/5。这就是说，西藏菊科植物区系有着独特的发展能力，而这种独特的发展能力是通过特化适应达到的。

三、特化适应是西藏菊科新类群建成的主要方式

在西藏菊科 102 个特有种中，Cynareae 族占有的特有种最多，有 30 种；其次，Senecioneae 族有 26 种，Anthemideae 族 20 种，Astereae 族 13 种，Inuleae 族 9 种，Lactuceae 族 4 种。西藏菊科植物具大量特有种，初步表明西藏菊科植物区系的年轻性质。一般从细胞学角度说，一个地区的植物区系愈年轻则其多倍体种的比值就愈高些[4]。因此开展西藏菊科植物的全部土著成分的细胞学研究，对进一步阐明西藏菊科植物区系组成的年轻性质的真实性是十分必要的。

由于喜马拉雅和西藏高原的抬升，形成了以低温、强风压和强紫外线为特征的严酷的自然条件，无疑这对西藏菊科土著成分的物种建成起着深刻的影响。

西藏菊科土著成分中低温适应所表现出来的特征是多方面的。

1. 头状花序密集成半球形的团伞花序，植物无茎或茎极其短缩，使整个半球形的团伞花序几成贴地状态，紧接花序下部生少数或多数的基生叶，从而保证植物生长发育有较稳定的温度。这方面，种一级的例子有 Hippolytia glomerata Shih 和 H.syncalathiformis Shih，属一级的例子有 Syncalathium Lipsch. 和 Soroseris Stebb.。

2. 植物体被极厚的棉毛，如同一团棉球或一缕棉絮，生于雪线上。如 Hippolytia gossypina (C. B. Clarke) Shih 及 Saussurea 属中的多种雪兔子，等等。

在西藏，特别是生长在流石滩上的某些菊科植物表现出极端矮化的体态，这显然是对高海拔地区强大风压的一种适应表现，也是对流石滩这种特定生境的一种独特适应。如 Saussurea, Hippolytia, Aster 各属中的一些种，植物体高度仅有 2—3 厘米。

可以认为，头状花序、小花、花冠顶端的毛刷状的光洁的长硬毛是抗紫外线辐射的最有利的适应特征。稠密光洁的毛刷状长刚毛如同伞盖一般或将其全株遮盖起来，或将其头状花序遮盖起来，从而避免了强烈的紫外线辐射。这方面种一级的例子有 Aster prainii (Drumm.) Y. L. Chen，属一级的例子是 Ajaniopsis Shih。

如上所述，沿着抗低温、强风压和强紫外线三个方面形成的西藏菊科土著植物，在有机体结构上或机能上都带有一定的片面性，或植株低矮、无茎或短茎，或团伞状或垫状，花

部、叶部或全株复被各式各样的毛被物。而它们的生境又是独特而狭隘的，或生长于高山流石滩，或高山悬崖上或高山草甸或雪线以上的冰雪缝隙之中，也就是说，这是“有机体对狭隘的、局部的生存条件的适应”，是“特化方式的前进演变”[5]，即特化适应。显然，以特化适应方式形成的西藏菊科特有分类群是与西藏各种极端的生境条件相联系的。特化适应在西藏菊科属种两级新分类群建成上起着十分重要的作用。

当然，不能由于西藏具有独特狭隘的严酷的生境就认为该地区的物种形成的道路十分狭窄。应该认为西藏菊科植物的物种建成方式仍然是很宽广的，这是因为“有机世界的演化是无限的，而进化的可能性是可以无穷无尽地创造的。这一演化上的创造性的无穷性，首先是因为特化并不是适应性演化的唯一方式”[5]。

参 考 文 献

[1] Hu, S. Y., 1958: Statistics of Compositae in relation to the flora of China. *J. Arnold Arb.* 29: 247—419, —— The Compositae of China. *Quart. J. Taiwan Mus.* 18(1—4): 1—237, 1965; 19(1—4): 238—409, 1966; 20(1—4): 410—543, 1967; 21(1—4): 544—648, 1968; 21(1—2): 649—687, 1969.

[2] Kitamura, S., 1952—1953: in H. Kihara, Fauna and flora of Nepal Himalaya 1: 73—290, ——, 1964: in S. Nakao, Living Himalayan flowers, 7—10.

[3] 石铸，1979: 女蒿属的分类研究，植物分类学报 17(4): 61—69.

[4] Richardson, 1978: I. H. B. in H. E. Street, Essays in Plant taxonomy, 245—249.

[5] A. Л. 塔赫他间，1979: 植物演化形态学问题，匡可任、石铸合译，匡可任校，青海科学技术协会，42—47页。

THE COMPOSITAE OF XIZANG (TIBET)

SHIH CHU CHEN YI-LING

(Institute of Botany, Academia Sinica)

Summary

1) The Compositae in Tibet so far known comprise 508 species and 88 genera, which nearly amounts to one fourth of the total number of genera and one third of the total number of species of Compositae in all China, if the number of 2290 species and 220 genera have respectively been counted in all China. In Tibet there are all tribes of Compositae known in China, and surprisingly, the large tribes in Tibetan Compositae are also large ones in all China and the small tribes in Tibet are also small ones in all China. Generally speaking, the large genera in Tibet are also large ones in all China and the small genera in Tibet are likewise small ones in all China. In this sense it is reasonable to say that the Compositae flora of Tibet is an epitome of the Compositae flora of all China.

In the Compositae flora of Tibet, there are only 5 large genera each containing 30 species or more. They are *Aster, Artemisia, Senecio, Saussurea* and *Cremanthodium*. And 5 genera each containing 10—29 species. They are *Erigeron, Anaphalis, Leontopodium, Ajania, Ligularia* and *Taraxacum*. In addition, there are 77 small genera, namely 87% of the total of Compositae genera in Tibet, each comprising 1—9 species, such as *Aja-*

niopsis, Cavea and *Vernonia,* etc.

2) The constituents of Compositae flora in Tibet is very closely related to those of Sichuan-Yunnan provinces with 59 genera and 250 species in common. Such a situation is evidently brought about by the geographycal proximity in which the Hengtuang Shan Range links southeastern and eastern Tibet with northern and northwestern Sichuan-Yunnan. With India the Tibetan Compositae have 59 genera and 132 species in common, also showing close floristic relationships between the two regions. Apparently the floristic exchange of Compositae between Tibet and India is realized by way of the mountain range of the Himalayas. The mountain range of the Himalayas, including the parallel ranges, plays a important role as a bridge hereby some members of the Compositae of western or northern Central Asia and of the northern Africa or of western Asia have migrated eastwards or southeastwards as far as the southern part of Fibet and northern part of India, or hereby some Compositae plants of eastern and southeastern Asia or Asia Media have migrated northwestwards as the northern part of Central Asia.

Some of the species and genera in common to both Tibet and Sinjiang indicate that this weak floristical relationship between these regions is principally realized through two migration routes: one migration route is by way of the Himalayas including the parallel ranges to Pamir Plataeu and Tien Shan, or vice versa. The other migration route is by way of northern Sinjiang to Mongolia, eastern Inner Mongolia, southwards to Gansu, Qinghai (or western Sichuan), eastern Tibet up to the Himalayas, or vice versa.

However, Tibet is not entirely situated at a migration crossroad of the floral elements. An ample amount of the data shows that Compositae flora have a particular capability of development in Tibet. of the total number of species of Tibetan Compositae, 102 species and 1 genus (*Ajaniopsis* Shih) are endemic. Besides, 8 genera are regional endemics wtih their range extending to its neighbourhood. The higher percentage of endemics at specific level than at generic in Tibetan Compositae may be a result of active speciation in response to the new enviromental conditions created by the uplifting of the Himalayas. The flora in Tibetan Plateau as a whole appears to be of a younger age.

3) The uprising of the Himalayas and of the Tibetan Plateau accompanied by the ultraviolet ray radiation, the microthermal climate and the high wind pressure has, no doubt, played a profound influence upon the speciation of the native elements of Tibetan Compositae. The recent speciation is the main trend in the development of the Compositae flora native in Tibet in the wake of upheaval of the plateau.